

Együttélés és versengés: ökológia és evolúció

Meszéna Géza

MTA doktori értekezés
tézisei

Budapest, 2006

1. Bevezetés

A dolgozat azt az úgy ökológiai, mint evolúciós szempontból centrális kérdést vizsgálja meg elvi szinten, hogyan létezhet egyszerre versengés és együttélés, természetes szelekció és biológiai diverzitás. Ennek keretében formalizálja-pontosítja azt a képet, amely szerint a hasonló entitások közötti viszonyt a verseny dominálja, míg az elegendően különbözőek közötti kompetíció legyengülhet annyira, hogy együttélésük lehetővé váljék.

1.1. Háttér: az adaptív dinamika

A dolgozat háttere az adaptív dinamika (AD) területén végzett munkám. Az adaptív dinamika a folytonos öröklődő jellegek (stratégiák) gyakoriságfüggő szelekciójának általános elmélete az aszexuális reprodukció szintjén. Az elmélet szerint a folytonos evolúció a növekvő fitness irányába halad mindaddig, amíg el nem ér egy „szinguláris” pontba, ahol a fitness grádiense eltűnik. Megadtuk a lehetséges szinguláris pontok általános osztályozását. A szinguláris pontba konvergáló populációval két dolog történhet. Ha a szingularitás egy fitness maximum, akkor az evolúciója ezen a ponton leáll (ESS), ha viszont egy fitness minimum, akkor evolúciós elágazás következik be.

Az egyik társszerzője voltam annak a két alapcikknek (Geritz & mtsi., 1997, 1998), amelyek ezeket az eredményeket lefektették, és amelyek azóta együtt 234 hivatkozást kaptak. Időközben az adaptív dinamika metodológiája széles körben ismertté és használttá vált.

Az AD legfontosabb biológiai alkalmazása az adaptív speciáció elmélete. E koncepció szerint az aszexuális modellekben megtalálható evolúciós elágazás a magasabbrendűek speciációjának minimálmodellje. Számos tanulmány vizsgálta annak a lehetőségét, hogy az elágazási pont fitness minimumában szelekció folyhat a reproduktív izoláció kialakulására, azaz a szó igazi értelmében vett fajkeletkezésre.

Az adaptív dinamika csapatmunkáján belül is, attól viszonylagosan függetlenül is, a saját hozzájárulásom a populáció-reguláció szerkezetének elvi vizsgálata úgy ökológiai, mint evolúciós szempontból.

1.2. A populáció-reguláció fontossága

Az adaptív dinamika elméletnek inherens része az a megkerülhetetlen gondolat, hogy egy tartósan létező változat, faj létszáma hosszú távon se nem nő, se nem csökken, azaz – egy meghatározott időskálán – egyensúlyban van. Az AD eredményeihez vezető legegyszerűbb út ennek posztulálása, és annak vizsgálata, hogy egy „mutáns” stratégia az egyensúlyban lévő „rezipienssel” szemben képes-e terjedni. Így módon az evolúciós probléma elasztrahálható az egyensúlyt beállító reguláció populációdinamikai-ökológiai kérdésétől. Ez a „kölcsonös elterjedés” tanulmányozásán alapuló AD azonban hozzá van kötve olyan leegyszerűsítő feltevésekhez – mint hogy egyszerre csak egyetlen mutáns lehessen jelen – ami a dolog lényegéhez nem tartozik hozzá.

Az intuitíven egyszerűbb és mélyebb, de matematikailag nehezebb út az, ha az AD eredményeit az egyensúly posztulálása helyett az általánosan tekintett, s a regulációs visszacsatolást is tartalmazó, populációdinamika következményeként állítjuk elő. Ekkor az egyetlen, s már megkerülhetetlenül lényeges feltevés az, hogy az evolúció kis lépésekben, folytonosan halad egy folytonos állapottérben.

Másrésről, e visszacsatolás általános vizsgálata elvezet a társulásökológia alapkérdésének, az együttélés lehetőségének vizsgálatához. Együttélni akkor lehet, ha van olyan visszacsatolás, amely ezt az együttélést fenntartja. Ez pedig csak akkor lehetséges, ha a fajok között niche-szegregáció van a szó elegendően általános értelmében.

Az egyaránt a populációdinamikára, populációregulációra visszavezetett ökológia és evolúció egy olyan egységes képre vezet, amely biológiailag több mint plauzibilis ugyan, de amely a matematikai leírásban e nélkül nem jelenik meg: diverzitáshoz vezető evolúció a diverzitást lehetővé tévő ökológián alapul. Ez a kapcsolat teszi az adaptív speciáció elméletét természetessé és kézenfekvővé.

2. Új tudományos eredmények

I. Ökológia: a korlátozott hasonlóság és a niche elmélete

Bevezettem a reguláló tényezők általános társulásökológiai fogalmát. E tényezők lehetnek véges sokan, vagy alkothatnak folytonos sokaságot. A populációk és a reguláló faktorok közötti kétirányú kapcsolat erősségét az impakt- és szenzitivitás-vektorok (a folytonos esetben: függvények) jellemzik. Ebben a kontextusban, a társulás egyensúlyi feltételéből kiindulva, általánosan bebizonyítottam a korlátozott hasonlóság következő elvét:

- Az a paramétertartomány, amely lehetővé teszi populációk egy társulásának együttélését csökkenően nullához tart, ha a populációknak akár az impakt- akár a szenzitivitás-niche-e hasonlónak válik.
- A niche-ek elegendő különbözőségét a megfelelő vektorok által kifejeztett paralelepipedon térfogatával kell mérni. Algebrailag ez a vektorok antiszimmetrizált tenzorszorzatának normája. Két populáció esetén a különbözőségi követelmény a niche-ek korlátozott átfedésére redukálódik.

A niche-tér azonosítható a reguláló tényezők halmazával, s így az lehet diszkrét is, folytonos is. A mondottak értelmében az együttélés feltétele a populációk niche-térbeli elkülönülése, a niche-szegregáció. Mivel a különböző helyen, különböző ökológiai körülmények között található reguláló tényezőket különbözőeknek kell tekinteni, a niche-szegregáció jelenthet akár funkcionális-, akár habitat-szegregációt.

Íly módon egységes keretbe foglaltam a kompetitív kizárás diszkrét koncepcióját a korlátozott hasonlóság elvével és világos matematikai alapra helyeztem a niche elméletét.

II. Evolúció: az adaptív dinamika populációdinamikai alapjai

A populációdinamika és a folytonos evolúció dinamikájának viszonyát hasonló populációk együttes dinamikájának tanulmányozásán keresztül vizsgáltam.

A hasonlóságból adódó kis fitness-különbségek következtében a populációk *relatív* dinamikája lassú az *aggregált* dinamikához képest. Az időskálák szétválása miatt a két dinamika szeparáltan vizsgálhatóvá válik. A relatív dinamika leegyszerűsödik, tulajdonságai egy a stratégiakülönbségek szerinti Taylor sorfejtésből kaphatóak meg.

Általánosan megmutattam, hogy tetszőleges számú hasonló stratégia relatív dinamikáját teljesen meghatározza az adaptív dinamika $s_x(y)$ – egyetlen rezidensre vonatkozó – inváziós fitness-függvénye. Ennek következtében az adaptív dinamikának a kölcsönös elterjedés vizsgálatára alapozott eredményei általánosak és nem alapulnak máson, mint a stratégiák hasonlóságán, azaz a kis lépésekben folyó evolúció feltevésén.

A stratégiatér nem-szinguláris pontjainál, ahol a fitness-grádies nullától különböző, ott a relatív dinamikát a sorfejtés lineáris tagja dominálja, amely független a relatív létszámoktól. A direkcionális evolúció tehát lényegében gyakoriságfüggetlen. A szinguláris pontoknál az elsőrendű tag eltűnik. A relatív dinamikát a másodrendű tag szabja meg, amely a relatív létszámoktól lineárisan függ. Itt tehát már jelen van a gyakoriságfüggés de egy megszorított értelemben: a szinguláris pontok kis környezetében bármely modell egyenértékű egy Lotka-Volterra modellel.

Elemzésünk a korábbiaknál általánosabban megalapozza az adaptív dinamika evolúciós képét: a fejlődés alapvetően direkcionális, a szinguláris pontoknál elágazások lehetségesek. A esetleges kihalásoktól eltekintve, további komplikációk az aszexuális folytonos evolúcióban nincsenek. Ezzel megmutattuk, hogy az élővilág diverzifikálódására vezető darwini evolúció a populációdinamika természetes matematikai következménye.

III. Modellvizsgálat: adaptív dinamika két foltban

Megvizsgáltam a két foltból álló környezetben zajló evolúció adaptív dinamikáját. A fenotípus-változó optimális értéke a két foltban különböző. Az evolúciós végállapot vagy két specialista együttélése, vagy pedig egy köztes, generalista változat egyeduralma. Részletesen elemeztem a modell adaptív dinamikájának bifurkációs mintázatát a két releváns paraméter, a foltok közötti különbség és a migrációs ráta függvényében.

A generalista győzelmére akkor számíthatunk, ha a foltok közötti különbség nem túl nagy, a köztük való migráció viszont jelentős. Akár a migráció csökkenése, akár pedig a folt-különbség növekedése evolúciós elágazást okozhat. E két bifurkációs átmenetet úgy tekinthetjük, mint az adaptív allopatrikus illetve adaptív parapatrikus fajképződés aszexuális prototípusait.

Módszertani szempontból a modell példa az általános koncepciók heterogén környezetben, illetve heterogén populációkra való alkalmazhatóságára. Biológiai szempontból a habitat-niche-ek szegregációján alapuló evolúciós elágazás léte azt demonstrálja, hogy az adaptív speciáció lehetőségét nincs ok a szimpatrikus esetre korlátozni.

IV. Modellvizsgálat: parabolikus replikátorok adaptív dinamikája

A parabolikus replikátorok olyan önmásoló szekvenciák, amelyek növekedését a termék-gátlás lassítja. Mivel ily módon a ritka szekvencia előnyben van, a különböző replikátorok együttélhetnek.

Megmutattam, hogy a parabolikus replikátorok evolúciója a „parabolikus kvázi-faj” képpel írható le. A mindenkori legrátermettebb szekvencia árnyékában ott élnek a nála nem sokkal gyengébb változatok is. Ez az eloszlás együtt evolválódik.

A szokásostól különböző viselkedés lényegesen múlik azon, hogy a lehetséges szekvenciák nem alkotnak folytonos sokaságot, nem infinitezimálisan kis lépésekben fejlődnek. Ha megengedjük a viszonylag hasonló szekvenciák közötti párképződést, és az evolúciós lépést kicsire választjuk a még párképződést lehetővé tévő különbséghez képest, akkor eljutunk a folytonos határesethez. Előáll a különbséggel csökkenő kompetíció képe: a korlátozott hasonlóság ökológiai elve egyfelől, és az adaptív dinamika időnként elágazó evolúciós képe másfelől.

Ezzel megmutattuk, hogy a parabolikusság nem akadály a prebiológiai replikátorok darwini evolúciójának. Általánosabban, demonstráltuk a folytonossági gondolat ökológiai és evolúciós relevanciáját.

3. A tézispontok alapjául szolgáló publikációk

- I. Meszéna, G., M. Gyllenberg, L. Pásztor & J.A.J. Metz: Competitive exclusion and limiting similarity: a unified theory. *Theoretical Population Biology* 69: 68-87 (2006)
- II. Meszéna, G., M. Gyllenberg, F.J. Jacobs & J.A.J. Metz: Link between population dynamics and dynamics of Darwinian evolution. *Physical Review Letters* 95: 078105 (2005)
- Meszéna, G.: Adaptive dynamics: the continuity argument. *Journal of Evolutionary Biology* 18: 1139-1154 (2005)
- III. Meszéna, G., I. Czibula, & S.A.H. Geritz: Adaptive dynamics in a 2-patch environment: a toy model for allopatric and parapatric speciation. *Journal of Biological Systems* 5(2): 265-284 (1997)
- IV. Meszéna, G. & E. Szathmáry: Adaptive dynamics of parabolic replicators. *Selection* 2(1): 147-159 (2001)

4. További kapcsolódó publikációk a szupraindividuális biológia témaköréből

1. Meszéna, G. & E. Pásztor: Population regulation and life-history strategies. In: (J. Maynard Smith & G. Vida (szerk.) *Proceeding in nonlinear science. Organizational constraints on the dynamics of evolution.* Manchester University Press, Manchester and New York (1990)
2. Kisdi, É. & G. Meszéna: Density Dependent Life History Evolution in Fluctuating Environment. In: J. Yoshimura & C. W. Clark (szerk.) *Lecture Notes in Biomathematics* 98: *Adaptation in Stochastic Environments*, 1993, 26-62. o.
3. Kisdi, É. & G. Meszéna: Life histories with lottery competition in a stochastic environment: an ESS that does not win. *Theoretical Population Biology* 47(2): 191-211 (1995)

4. Pásztor, E., G. Meszéna & É. Kisdi: R_0 or r : a matter of taste? *Journal of Evolutionary Biology* 9: 511-518 (1996)
5. Metz, J.A.J., S.A.H. Geritz, G. Meszéna, F.J. Jacobs & J.S. van Heerwaarden: Adaptive dynamics, a geometrical study of the consequences of nearly faithful reproduction. In: S.J. van Strien, M. Verduyn Lunel (szerk.) *Stochastic and spatial structures of dynamical systems*, North Holland, Elsevier, 1996, 183-231. o.
6. Geritz, S.A.H., J.A.J. Metz, É. Kisdi & G. Meszéna: The dynamics of adaptation and evolutionary branching. *Physical Review Letters* 78(10): 2024-2027 (1997)
7. Geritz, S.A.H., É. Kisdi, G. Meszéna & J.A.J. Metz: Evolutionary singular strategies and the adaptive growth and branching of evolutionary trees. *Evolutionary Ecology* 12: 35-57 (1998)
8. Kisdi, É., G. Meszéna & L. Pásztor: Individual optimization. I. Mechanisms shaping the optimal reaction norm. *Evolutionary Ecology* 12: 211-221 (1998)
9. Pásztor, L., É. Kisdi & G. Meszéna: Jensen's inequality and optimal life history strategies in stochastic environments. *Trends in Ecology and Evolution* 15: 117-118 (2000)
10. Meszéna G., É. Kisdi, U. Dieckmann, S.A.H. Geritz & J.A.J. Metz: Evolutionary optimisation models and matrix games in the unified perspective of adaptive dynamics. *Selection* 2(1-2): 193-210 (2001)
11. Mizera, F. & G. Meszéna: Spatial niche packing, character displacement and adaptive speciation in an environmental gradient. *Evolutionary Ecology Research* 5: 363-382 (2003)
12. Vukics, A., J. Asbóth & G. Meszéna: Speciation in multidimensional evolutionary space. *Physical Review E* 68, 041903 (2003)
13. Mágori, K., B. Oborny, U. Dieckmann & G. Meszéna: Cooperation and competition in heterogeneous environments: The evolution of re-

- source sharing in clonal plants.
Evolutionary Ecology Research 5(6): 787-817 (2003)
14. Geritz, S.A.S., É. Kisdi, G. Meszéna & J.A.J. Metz: Adaptive dynamics of speciation. In: U. Dieckmann, J.A.J. Metz, M. Doebeli, D. Tautz (szerk.) Adaptive Speciation. Cambridge University Press, 2004. 54-75. o.
15. Gyllenberg, M. & G. Meszéna: On the impossibility of coexistence of infinitely many strategies.
Journal of Mathematical Biology 50: 133-160 (2005)
16. Mágori, K., P. Szabó, F. Mizera & G. Meszéna: Adaptive dynamics in cellular automaton: Role of spatiality in competition, coexistence and evolutionary branching.
Evolutionary Ecology Research 7: 1-21 (2005)
17. Oborny, B., G. Meszéna & Gy. Szabó: Dynamics of populations on the verge of extinction. Oikos 109(2): 291-296 (2005)
18. Szabó, P. & G. Meszéna: Limiting similarity revisited.
Oikos 112: 612-619 (2006)
19. Szabó, P. & G. Meszéna: Spatial ecological hierarchies: Coexistence on heterogeneous landscapes via scale niche differentiation.
Ecosystems (megjelenés alatt)
20. Várkonyi, P., G. Meszéna & G. Domokos: Emergence of asymmetry in evolution. Theoretical Population Biology (megjelenés alatt)
21. Meszéna, G. & J.A.J. Metz: Species diversity and population regulation: the importance of environmental feedback dimensionality. In: J.A.J. Metz & U. Dieckmann (szerk.) Elements of Adaptive Dynamics. Cambridge University Press (megjelenés alatt)
22. Oborny, B., Gy. Szabó, & G. Meszéna: Survival of species in patchy landscapes: percolation in space and time. In: D. Storch, P. Marquet & J. Brown (szerk.) Scaling biodiversity. Cambridge University Press, Cambridge (megjelenés alatt)